SUR LES ALGUES PHÉOSPORÉES À ÉCLIPSE OU ÉCLIPSIOPHYCÉES [1])

par

M. C. SAUVAGEAU (Bordeaux).

Les Algues brunes que Thuret réunissait dans le groupe des Phéosporées ne sont que le résidu, actuellement vivant, d'un ensemble infiniment plus important dont la plupart des représentants furent anéantis au cours des temps géologiques. Si les documents paléontologiques manquent pour en témoigner, l'extraordinaire variété des types que nous rencontrons dans toutes les mers en fournit néanmoins une preuve démonstrative. A ces types se rattachent souvent un tout petit nombre de genres. Par suite, l'étude des Phéosporées aboutit à une sorte de pulvérisation du groupe en familles; plusieurs de celles-ci ont été récemment élevées au rang de classe et certaines d'entre elles mériteraient même une dignité taxinomique plus élevée. La classe très naturelle des Cutlériales nous fournit un exemple de cette ancienneté; elle est actuellement réduite aux deux genres *Zanardinia* et *Cutleria*; or, l'énorme dissemblance de leurs sporophytes ne pourrait s'expliquer si de nombreux genres intermédiaires, d'ailleurs disparus sans laisser de traces, ne les avaient autrefois rapprochés l'un de l'autre. A cause de cette ancienneté du groupe, on conçoit donc que certaines Phéosporées présentent des phénomènes sans équivalent chez les autres Algues ou qui ne rentrent

[1]) Une Note préliminaire (Sur la végétation continue de certaines Phéosporées annuelles) a été publiée dans les Comptes rendus de l'Académie des Sciences, t. 185; Paris, 1927.

pas dans le cadre des idées classiques. C'est le cas des espèces qui font l'objet de cette Note: annuelles ou éphémères, elles présentent néanmoins, sous un état indépendant et inaccessible à l'oeil nu, une végétation et une fertilité continues.

Les Phéosporées offrent plusieurs types d'espèces annuelles. Certaines, qui semblent annuelles parce que la forme sous laquelle elles furent d'abord décrites disparaît chaque année, sont néanmoins vivaces. Le *Cladostephus verticillatus*, par exemple, perd ses tiges dressées à l'approche de la saison froide; il se maintient sous la forme d'un large thalle rampant stérile, plus ou moins dissimulé, d'ou sortiront de nouvelles tiges au moment favorable; il en est de même du *Sphacelaria olivacea* dont le thalle rampant, vivace et fertile, simule si bien une Phéosporée indépendante qu'on avait créé pour lui le genre *Sphaceloderma*. Le phénomène est comparable à celui que présentent, parmi les Fucacées, plusieurs *Cystoseira* pourvus ou non de tophules (*Cyst. ericoides, Cyst. elegans, Cyst. granulata*.. etc.), diverses Floridées (*Phyllophora Brodiaei, Cryptonemia Lomation*.. etc.). Le résultat est le même lorsque des filaments persistants suffisent à diverses Ectocarpées (*Pylaiella littoralis*.. etc. d'après Oltmanns) pour multiplier la plante au retour de la belle saison, processus qui est, je suppose, moins répandu qu'on le croit. Lorsque certaines Phéosporées annuelles souffrent ou sont sur le point de disparaître (*Tilopteris*.. etc.), on y voit des cellules, en apparence quelconques parmi les cellules voisines mortes, conserver leur vitalité, puis grossir et germer sur place; bien que cela n'ait pas encore été démontré, leur germination produit vraisemblablement une plante nouvelle identique à la première, et cela indiquerait la possibilité d'hypnocystes fortuits chez les plantes du groupe. Les seules Phéosporées vraiment annuelles seraient celles qui, se comportant comme

diverses Algues vertes (*Vaucheria, Spirogyra, Oedogonium..* etc.) produiraient normalement, avant de disparaître, des hypnospores ou des hypnozygotes capables de germer seulement après un temps de repos; toutefois, autant que je sache, si leur existence a été supposée, elle n'a pas encore été démontrée.

Ainsi, Kuckuck s'expliquait la réapparition annuelle du *Pogotrichum filiforme* à Helgoland en supposant que des zoospores d'arrière-saison, fixées sur le *Laminaria saccharina*, ne germent que longtemps après; sa végétation est plus vraisemblablement continue comme dans les exemples cités plus loin.

Il en est cependant qui sont réellement annuelles par suite de leur régulière alternance de générations. Ainsi, le gamétophyte des *Cutleria* dure peu et est remplacé par un sporophyte (lui-même annuel ou parfois vivace), pareillement macroscopique; chez les *Saccorhiza bulbosa, Carpomitra Cabrerae..* etc., un gamétophyte, trop petit pour être accessible à l'oeil nu, remplace sans période de repos le sporophyte annuel et de grande taille. Ceci ne va pas d'ailleurs sans quelques bizarreries dont voici deux exemples. L'annualité du *Saccorhiza bulbosa*, qui s'apprécie mal en Bretagne où des plantules naissent à tout moment, est évidente dans le golfe de Gascogne; bien que, durant six mois consécutifs, cette Laminaire y émette des zoospores, capables de germer immédiatement au laboratoire en gamétophytes producteurs de plantules, tout se passe, dans la nature, comme si les zoospores d'arrière-saison étaient seules capables d'en fournir; toutefois, ceci paraît sans relation avec le développement général et plutôt sous la dépendance de conditions biologiques non précisées. Si une autre Laminaire, le *Phyllaria reniformis*, apparaît à Banyuls vers la fin de l'hiver et disparait complétement pendant l'été, c'est sans doute parce que la lenteur de développement de son prothalle, parasite dans une Algue

calcaire (*Lithophyllum lichenoides*), retarde l'apparition du sporophyte.

Déjà Ed. Bornet, étudiant l'*Elachista scutulata*, se demandait quel est le sort des espèces qui vivent en épiphytes ou en parasites sur des Algues annuelles. On lit en effet dans les *Etudes phycologiques* (p. 20): „Parmi les Phéosporées, assez nombreuses, qui croissent sur d'autres Algues, il en est plusieurs qui vivent seulement sur des espèces annuelles, ou du moins qu'on n'a pas encore trouvées ailleurs. Je citerai, entre autres, les *Streblonema volubile, fasciculatum* et *sphaericum*, qui ne sont connus que sur le *Dudresnaya coccinea*, le *Castagnea virescens*, le *Liebmannia Leveillei*; l'*Ectocarpus Hincksiae* sur l'*Haligenia bulbosa*; l'*Elachistea stellulata* sur le *Dictyota dichotoma*, et enfin l'espèce qui nous occupe sur l'*Himanthalia lorea*. La manière dont se fait dans ces conditions la transmission d'une année à l'autre, la forme sous laquelle subsiste la plante parasite, tandis que l'espèce hospitalière n'est pas encore développée, sont des questions à peine posées, sur lesquelles nous n'avons que des données fort insuffisantes". Autant que je sache, la question posée par Ed. Bornet n'est pas résolue[1]). J'ai cependant montré que le *Strepsithalia*, épiphyte sur des Némaliées annuelles, se développe sans arrêt dans les cultures et y forme des sporanges pluriloculaires; j'en ai ainsi obtenu deux et peut être même trois générations successives. L'épiphytisme ne lui est donc pas indispensable et plusieurs générations de *Strepsithalia* pourraient se succéder dans la nature, sur les rochers, avant le retour de la saison favorables aux Némaliées. A vrai dire, bien que la plante obtenue en culture ressemble à celle qui habite les Némaliées, elle pourrait être un pléthysmothalle comparable à ceux dont il est question plus loin, mais la distinction est

[1]) Hormis cependant pour l'*Ect. Hincksiae* dont j'ai signalé, en 1897, la présence sur d'autres Algues.

malaisée à affirmer quand il s'agit de plante à structure monosiphoniée aussi simple que celle-ci. D'ailleurs, Ed. Bornet posait incomplètement la question. Si nous ignorons ce que deviennent les épiphytes ou les parasites des Algues annuelles, nous ignorons aussi, dans la plupart des cas, comment celles-ci réapparaissent et sous quelle forme elles passent la saison durant laquelle elles sont invisibles.

Aux espèces dont je citais plus haut des exemples, et à toutes celles qui disparaissent pendant une partie de l'année, conviendrait le nom d'*Algues à éclipse* ou *Eclipsiophycées* qui rappelle leur disparition apparente. Toutefois, je propose de réserver cette désignation à diverses Phéosporées où la disparition périodique est liée à un phénomène inconnu chez les autres. Malgré les apparences, leur végétation continue sans interruption; chaque éclipsiophycée se compose de deux tronçons aussi indépendants l'un de l'autre que ceux d'une Laminaire, et il y a *alternance de végétation* entre une grande *délophycée* (de *dêlos* apparent, visible), qui est la plante éphémère décrite par les auteurs, et une *adélophycée* (de *adêlos*, caché, invisible, obscur), plante minuscule qui se multiplie comme telle par des sporanges et finalement régénère la première. Ce second tronçon existe évidemment dans la nature bien que, jusqu'à présent, on l'ait vu seulement dans les cultures, et il y aurait lieu de rechercher si, parmi les espèces de petite taille qui ont été décrites, certaines ne seraient pas simplement un état adélophycé. Cette notion nouvelle, que Kuckuck avait entrevue quand il parlait de „générations naines", explique l'apparition soudaine et profuse des Phéosporées annuelles succédant à une éclipse totale et prolongée.

Le terme *protonéma* étant réservé à un thalle qui propage la plante par de simples bourgeonnements végétatifs (Muscinées, *Colpomenia sinuosa*.. etc.), et celui de *prothalle* étant

résérvé au gamétophyte de plantes offrant une alternance entre une génération sexuée et une génération asexuée de taille prédominante (Crytogames vasculaires, Laminaires.. etc.), ni l'un ni l'autre terme ne convient au tronçon adélophycé qui multiplie ses individus par de vrais organes reproducteurs. Si certains prothalles, en effet, peuvent se propager par bouturage, normal ou accidentel, aucun ne forme d'autres organes reproducteurs que ceux que détermine l'alternance des générations et jusqu'à présent constatés seulement sous le mode hétérogamique. Je propose donc de nommer ce tronçon adélophycé *pléthysmothalle* (de *plêthusmos,* augmentation, multiplication) mot qui rappelle cette propriété. Le nombre encore bien restreint des Phéosporées où ce pléthysmothalle a été constaté s'accroîtra certainement.

On sait, depuis Thuret, que les Phéosporées présentent, ou peuvent présenter, deux sortes d'organes reproducteurs; les uns non cloisonnés sont dits *uniloculaires,* les autres, cloisonnés en logettes, sont dits *pluriloculaires.* Tous les auteurs s'accordent sur le caractère asexué des premiers, ou sporanges uniloculaires. Quant aux organes pluriloculaires, divers auteurs les appellent uniformément gamétanges parce que plusieurs Phéosporées ont offert une copulation isogamique (*Ectocarpus siliculosus*.. etc.) ou hétérogamique (*Ect. secundus*.. etc.) entre les éléments motiles qu'ils émettent; cette généralisation, séduisante et peut-être hâtive, ne tient pas assez compte des espèces pourvues de deux ou trois sortes d'organes pluriloculaires (*Ect. virescens, Ect. Padinae, Myrionema vulgare, Giraudya sphacelarioides*.. etc.); elle à le tort de considérer divers problèmes comme résolus. D'autres jugent plus prudent de réserver le mot gamétange aux organes pluriloculaires dont la sexualité a été vérifiée ou qui, si elle n'a pas encore été observée, s'impose à priori (*Ect. Lebelii*.. etc.); ils conservent aux

autres organes pluriloculaires la vieille désignation de sporanges, tout en reconnaissant que le progrès de nos connaissances diminuera vraisemblablement le nombre de ces derniers au bénéfice des premiers. Or, les milliers de pléthysmothalles que j'ai obtenus m'ont fourni des sporanges pluriloculaires à profusion, jamais de sporanges uniloculaires. Je n'ai point constaté non plus de copulation entre les éléments motiles émis par les premiers, mais je ne fais pas état de ce manque probable de sexualité à cause de l'intermittence de mes observations et de l'incommodité de les faire sur des cultures que je craignais de sacrifier.

Quant une Délophycée (*Castagnea, Leathesia*.. etc.) possède des sporanges uniloculaires et des sporanges pluriloculaires, les zoospores sorties des uns et des autres engendrent des pléthysmothalles semblables entre eux et producteurs de sporanges pluriloculaires identiques. Si l'on admet que les sporanges pluriloculaires sont des gamétanges, on dira donc qu'il y a, avec les premiers, succession d'une génération sexuée à une génération asexuée, et avec les seconds succession de générations sexuées. Mais les zoospores issues de ces pléthysmothalles fournissent à leur tour de nouveaux pléthysmothalles producteurs de sporanges pluriloculaires; une nouvelle génération sexuée s'ajouterait donc à la précédente. Et plusieurs générations de pléthysmothalles se succédant sans doute durant toute la saison défavorable à l'existence de la plante délophycée, cela correspondrait à autant de générations sexuées, sans intercalation de sporanges uniloculaires. Sans insister sur ces considérations, je ferai observer que les théories sur l'alternance présumée des états haploïdes et diploïdes chez les Phéosporées annuelles ne devront pas tenir compte seulement de leur état délophycé mais aussi de leur état adélophycé. Le terme pléthysmothalle correspond à un fait et non à une théorie; il s'applique au thalle adélophycé (ou aux thalles successifs adélophycés) d'une Eclipsiophycée où l'alternance classique

des générations sexuée et asexuée n'a pas été constatée.

Une autre complication intervient. Dans le tout petit nombre d'espèces où ces pléthysmothalles ont été étudiés, ils ont montré un curieux phénomène que j'ai nommé *hétéroblastie*: les zoospores émises par une délophycée fournissent, dans une même goutte d'eau, soit des pléthysmothalles discoïdes ou myrionématoïdes, soit des pléthysmothalles ectocarpoïdes, ceux-ci paraissant adaptés à une fructification plus rapide.

Voici quelques exemples:

A Cherbourg, le *Castagnea Zosterae* Thur. croît exclusivement sur les feuilles du *Zostera marina*; il y apparaît en juin, devient commun en juillet et août pour disparaître au début de septembre. On ignorait ce qu'il devient pendant le reste de l'année; toutefois, les germes qui ensemencent les *Zostera* vers la fin du printemps sont nécessairement fournis par une plante de très petite taille (puisqu'elle n'a pas été remarquée) croissant sur un autre support. Il ne peut être question d'une alternance classique de générations sexuée et asexuée, car le *Cast. Zosterae* présente souvent des sporanges uniloculaires et des sporanges pluriloculaires réunis sur un même individu. Or, ces deux sortes d'organes reproducteurs émettent des zoospores semblables qui, les unes et les autres, germent en pléthysmothalles de deux sortes: ectocarpoïdes ou myrionématoïdes, lesquels produisent promptement des sporanges pluriloculaires dont les zoospores engendrent à leur tour de nouveaux pléthysmothalles hétéroblastiques. J'ai pu ainsi obtenir deux ou trois générations successives de pléthysmothalles durant la saison où le *Cast. Zosterae* ne se rencontre pas dans la nature; néanmoins, celui-ci n'a pas apparu dans mes cultures. Il n'est guère douteux que des phénomènes comparables se répètent dans la nature, c'est-à-dire que des pléthysmothalles successifs représentent le tronçon adélo-

phycé et qu'au retour de la saison favorable, et par un processus que j'ignore, les zoospores émises germent en *Castagnea* sur le *Zostera*, autrement dit, y forment le tronçon délophycé.

Les *Cast. irregularis* Sauv. et *Cast. cylindrica* Sauv., qui croissent dans la Méditerranée sur les feuilles du *Posidonia* se comportent de même.

Le *Leathesia difformis* conserve plus longtemps l'état délophycé que le *Cast. Zosterae*. Dans le golfe de Gascogne, où il est plus fréquent sur les rochers exposés que sur les grandes Algues, il apparaît en avril et disparaît en septembre. Sa fructification commence à la fin de mai ou au début de juin par des sporanges uniloculaires qui sont alors ses seuls organes reproducteurs; en juillet, on trouve ceux-ci mélangés à des sporanges pluriloculaires et, vers la fin d'août, les premiers ont disparu tandis que les seconds existent seuls. Les jeunes individus du *Leathesia* sont parfois accumulés en certains points, comme s'ils provenaient d'un essaimage de germes effectué à peu de distance; néanmoins, on ignorait tout de sa forme adélophycée. Or, les zoospores des sporanges uniloculaires et celles des sporanges pluriloculaires se comportent de façon identique; les unes et les autres fournissent des pléthysmothalles filamenteux microscopiques, où l'hétéroblastie manque de netteté, et pourvus seulement de sporanges pluriloculaires. Ceux-ci engendrent une nouvelle génération de pléthysmothalles; j'en ai obtenu ainsi trois générations. Puis mes cultures dépérirent avant qu'aucun indice précis de formation d'un *Leathesia* s'y fut montré. J'estime néanmoins que les phénomènes se succèdent, dans la nature, de la façon qui a été supposée pour le *Castagnea*, c'est-à-dire qu'il y a alternance dans la végétation de la plante, que plusieurs générations adélophycées se succédent, durant l'automne et l'hiver, pour aboutir au printemps à la forme délophycée ou *Leathesia*.

Voici une troisième éclipsiophycée dont le cas est à la fois plus complet et plus complexe que celui des deux espèces précédentes. Le *Giraudya sphacelarioides* est une petite Phéosporée à filaments polysiphoniés, commune dans la Méditerranée; particulièrement fréquente au printemps et en été sur les feuilles du *Posidonia,* elle devient rare pendant l'automne et l'hiver sans toutefois disparaître complètement. Contrairement au *Castagnea* et au *Leathesia,* le *Giraudya* manque de sporanges uniloculaires, mais il est remarquablement doté en sporanges pluriloculaires, puisqu'un même individu en produit de trois sortes; les zoospores émises par chaque sorte germent sans copulation et facilement. Si son caractère de plante éphémère est en rapport avec les saisons, comme c'est possible, on s'expliquerait fort bien que les zoospores émises pendant la mauvaise saison suffisent à multiplier la plante à l'approche de la saison favorable. Or, il n'en est pas ainsi, tout au moins à Banyuls, d'où provenaient les individus que j'ai étudiés. En effet, aucune de ces trois sortes de zoospores n'a fourni directement de plantule de *Giraudya;* leur germination a toujours fourni des pléthysmothalles, parfois nettement hétéroblastiques, quelque peu différents entre eux suivant la sorte de zoospores employée pour la culture; chacune produisit des sporanges pluriloculaires multiplicateurs de nouveaux pléthysmothalles. Deux sur trois des séries de cultures m'ont donné, d'ailleurs tardivement, des pousses polysiphoniées caractéristiques du *Giraudya* délophycé, parmi lesquelles certaines ont fructifié. Le thalle dressé du *Giraudya* apparaît alors brusquement, sur un pléthysmothalle, aux dépens d'une cellule en apparence quelconque, comme ferait une tige de Mousse sur son protonéma.

De ces exemples résulte donc que les Phéosporées annuelles, que j'ai proposé de nommer Éclipsiophycées, ne présentent pas l'alternance des générations sexuée et asexuée

sous sa forme classique. Elles se détruisent et disparaissent lorsque survient la saison défavorable, mais loin de passer celle-ci à l'état plus ou moins enkysté, ou simplement à l'état de vie ralentie, comme on aurait pu le supposer, elles la traversent en vivant activement, en se multipliant abondamment, tout en conservant des dimensions minuscules. Il n'y a pas d'arrêt dans la végétation, il y a seulement alternance de végétation entre une forme délophycée et une forme adélophycée. D'après des expériences actuellement en cours sur les *Asperococcus*, le phénomène serait plus important au point de vue biologique qu'au point de vue taxinomique. Ainsi, les zoospores des sporanges uniloculaires de l'*Asper. compressus* m'ont fourni un protonéma monosiphonié rapidement producteur de plantules polysiphoniées, tandis que celles de l'*Asper. echinatus* m'ont fourni un pléthysmothalle monosiphonié rapidement producteur de sporanges pluriloculaires.

Bordeaux, 20 août 1927.